

Tartu Ülikool  
Loodus- ja täppisteaduste valdkond  
Ökoloogia ja maateaduste instituut  
Botaanika osakond

Heli Einberg

**Pikaajalised muutused Läänemere fütoplanktoni  
funktsionaalses koosseisus**

Magistritöö

Juhendaja: PhD Riina Klais

Tartu 2016

## **Infoleht**

### Pikaajalised muutused Läänemere fütoplanktoni funktsionaalses koosseisus

Käesoleva töö eesmärk oli uurida pikaajalisi muutusi fütoplanktoni funktsionaalses koosseisus, kasutades valitud funktsionaalsete tunnuste osakaale koosluse kogubiomassist. Tunnuste sesoonset varieeruvust ja pikaajalisi muutusi kirjeldati neljas regioonis (Kattegat, Liivi laht, Stockholm, Helsingi), uuriti ka talviste ilmastikutingimuste ning suviste veetemperatuuride mõju tunnuste pikaajalistele muutustele. Kõige silmapaistvamad muutused toimusid Helsingi ja Stockholmi piirkonnas ja kõige enam muutusid lämmastikku fikseerivate ja räni kasutavate liikide osakaalud. Lisaks leiti nõrk positiivne seose talviste ilmastikutingimuste ja liikumisvõimeliste liikide vahel kevadel, ning suviste veetemperatuuride ja lämmastikufikseerijate osakaalu vahel.

Märksõnad: fütoplankton, Läänemeri, funktsionaalsed tunnused, pikaajalised muutused, aineringed, veeökoloogia.

### Long-term changes in Baltic Sea phytoplankton functional composition

The aim of this study, was to study long-term changes in functional composition of Baltic Sea phytoplankton (changes in biomass proportions of functional traits). The author described long-term changes in traits in four regions (Kattegat, Gulf on Riga, Stockholm, Helsinki). The author also analysed, whether the winter weather conditions affected the phytoplankton functional composition in spring, and water temperatures in summer. Most significant changes were in Helsinki and Stockholm regions, in the proportions of nitrogen fixation and silica use. A weak positive correlation was found in winter weather conditions and species motility in spring and summer water temperatures with nitrogen fixation proportion.

Key words: phytoplankton, Baltic Sea, functional traits, long-term changes, biogeochemical cycle, water ecology.

## Sisukord

1. Sissejuhatus .....	2
2. Kirjanduse ülevaade .....	5
2.1. Ülevaade funktsionaalsetest tunnustest .....	5
2.1.1. Lämmastiku fikseerimine .....	5
2.1.2. Miksotroofia .....	7
2.1.3. Liikuvus .....	7
2.1.4. Räni kasutamine rakuseinades .....	8
2.2. Uurimisala .....	9
2.2.1. Soolsus .....	9
2.2.2. Temperatuur ja valgus .....	10
2.3. Fütoplanktoni funktsionaalsete tunnuste mõju Läänemere toiduahelale ja ökosüsteemile .....	11
2.4. Keskkonna mõju fütoplanktoni funktsionaalsele koosseisule .....	12
3. Materjalid ja meetodid .....	14
4. Tulemused .....	17
4. 1. Funktsionaalsete tunnuste sesoonsed ja pikaajalised muutused .....	17
4. 1. 1. Sesoonsed muutused .....	17
4. 1. 2. Pikaajalised muutused .....	19
4.2. Seosed keskkonnaga .....	21
5. Arutelu .....	23
Kokkuvõte .....	25
Summary .....	26
Tänuavaldused .....	27
Kasutatud kirjandus .....	28

## 1. Sissejuhatus

Fütoplankton ehk taimne hõljum ühendab organismirühmana kõiki vees hõljuvaid, enamasti mikroskoopilisi organisme, kes paljunevad enamasti veekogu ülemises valgustatud kihis (Masing, 1992). Enamus fütoplanktoni hulka kuuluvatest organismidest on fotoautotroofid, kes kasutavad orgaanilise aine tootmisel energiaallikana valgust (Hutchinson, 1961). Fütoplanktoni koosluste liigilisel koosseisul on oluline mõju vee ökosüsteemi funktsioneerimisele ja globaalsele kliimale, seetõttu on oluline mõista, millised tegurid mõjutavad ja kontrollivad fütoplanktoni koosluste kujunemist ja dünaamikat (Litchman & Klausmeier, 2008).

Erinevate fütoplanktoni funktsionaalsete rühmade biokeemilised vajadused on erinevad (näiteks ränivetikad vajavad lisaks lämmastikule ja fosforile ka suures hulgas räni) (Falkowski *et al.*, 2004). Lämmastik, fosfor, raud, tsink, molübdeen ja räni (ränivetikatel) on peamised toiteelemendid, mida fütoplankton vajab. Tsüanobakterid ehk sinivetikad (keda loetakse kokkuleppeliselt ka fütoplanktonikooslute hulka) on võimelised ise õhulämmastikku ( $N_2$ ) fikseerima, ega ole seetõttu tavaliselt lämmastiku poolt limiteeritud. Sobivates tingimustes (temperatuur ja fosfori kättesaadavus) võib sinivetikate lämmastiku fikseerimine ulatuda määrani, mis mõjutab oluliselt ökosüsteemi aineringet, suurendades lämmastiku kättesaadavust vees ka teiste esmatootjate jaoks (Litchman & Klausmeier, 2008).

Tulenevalt erinevate toitainete kasutusest, on erinevate fütoplanktonite rühmade biomassi keemiline koostis erinev, mille läbi mõjutab fütoplanktoni liigiline koosseis ka süsiniku, lämmastiku, fosfori ja paljude teiste elementide biogeokeemilist ringet, nii konkreetsete veeökosüsteemide sisest, kui ka globaalset ringet (Falkowski *et al.*, 2004; Spilling *et al.*, 2014). Keskendudes siin fütoplanktoni mõjudele toiduahelale ja veekogu ökosüsteemi protsessidele, on heaks näiteks ränivetikad, kes on lämmastiku- ja fosforivaesemad kui näiteks vaguviburvetikad (Spilling *et al.*, 2014). Vetikarühmade erinev energeetiline väärtus kajastub sekundaarsete tootjate (vetikatest toituva zooplanktoni) produktiivsuses – ainult ränivetikadieedil olevate aerjalgsete sigimisedukus langeb (Vehmaa *et al.*, 2012). Veekogude lämmastikuringet (ja produktiivsust) mõjutavad oluliselt lämmastikufikseerijad, kes süsteemi uut lämmastikku süstivad (Olli *et al.*, 2015).

Viimasel paaril aastakümneil on kogunenud suhteliselt palju pikaajalisi vaatlusandmeid, mis on võimaldanud uurida muutusi fütoplanktoni biomassis ja liigilises koosseisus. Enamasti on sellised tööd keskendunud kas fütoplanktoni kogubiomassile (Cloern & Jassby, 2010), erinevate taksonoomiliste suurrühmade (põhiliselt ränivetikate ja vaguviburlaste) osakaalude muutustele (Klais *et al.*, 2011; Wasmund & Uhling, 2003; Suikkanen *et al.*, 2013; Leterme *et al.*, 2005) või liigirikkuse ja liigilise koosseisu uurimisele (Olli *et al.*, 2011, 2014; Henriksen, 2009). Muutused taksonoomilistes suurrühmades kajastavad kahtlemata mingil määral funktsionaalseid muutusi süsteemis, tulenevalt keskmisest erinevustest eri rühmadesse kuuluvate liikide vahel. Näiteks kõik ränivetikad kasutavad rakkude ehitamiseks räni, aga ükski vaguviburvetikas räni ei kasuta – s.t räni kasutamine funktsionaalse tunnuseks on fülogeneetiliselt konserveerunud, piiratud ühe taksonoomilise rühmaga. Samas mitmed olulised tunnused ei ole fülogeneetiliselt konserveerunud ja tunnuse samu väärtusi võib leida kõigis rühmades. Näiteks liikumisvõime – ehkki ränivetikate ja vaguviburlaste üheks oluliseks funktsionaalseks erinevuseks on liikumisvõime puudumine esimesel, on nii liikumisvõimetuid kui -võimelisi liike ja rühmi veel, ning ränivetikate osakaalu muutumine vaguviburlaste suhtes ei anna veel kogu pilti liikumisvõimeliste vs liikuvate liikide osakaalude varieeruvusest. Veidi detailsem lähenemine on jagada liigid gruppidesse nende funktsionaalsete tunnuste, mitte taksonoomilise kuuluvuse järgi nagu on teinud näiteks Kruk *et al.*, (2010). Funktsionaalne tunnus on organismi morfoloogiline, füsioloogiline või fenoloogiline omadus, mis on mõõdetud kas liigi või indiviidi tasemel ja mis ühel või teisel moel mõjutab liigi kasvukiirust, paljunemist ja ellujäämisedukust (ning seeläbi geenide edasiandmise edukust) (Violle, 2007). Viimasel ajal üha sagedamini kasutatav lähenemine on uurida just tunnuste varieeruvust, sõltumata liikide taksonoomilisest kuuluvusest. Näiteks, selle asemel, et mõõta mitmekesisust selle alusel, kui palju liike on koosluses, vaadatakse, kui erinevaid funktsioone liigid täidavad ja kui palju nad oma funktsionaalsuselt kattuvad. Selle asemel, et uurida ränivetikate või vaguviburvetikate osakaalu, võiks vaadata näiteks liikuvate ja liikumatute liikide osakaalude muutusi. Sellised tööd täiendavad meie arusaamist ökosüsteemides toimuvatest muutustest, nende võimalikest põhjustest ja tagajärgedest kuna selle asemel, et oletada, mis võiks olla mingi rühma muutuse taga, tuginedes rühmale iseloomulikele tunnustele, vaadeldaks otse tunnuse enda varieeruvust. Kogu järgnevas töös, kasutades väljendit "tunnuse muutus", peatakse silmas konkreetset tunnuse väärtust kandvate liikide biomassi osakaalu koosluse kogubiomassist.

Mitmed hiljutised tööd on näidanud pikaajalisi muutusi fütoplanktoni liigilises koosseisus Läänemeres (Olli *et al.*, 2011; 2013) ja neist töödest, eriti Olli *et al.*, (2011) artiklist, jääb mulje, et fütoplanktoni kooslus muutub kogu aeg. Mitte ainult sesoonselt, vaid aastast aastasse. Need liigid, mis olid koosluses olulised 40 aastat tagasi, seda enam ei ole. Käesoleva töö eesmärk on teha kindlaks kas samaaegselt muutustega liigilises koosseisus on oluliselt muutunud ka funktsionaalsete tunnuste osakaalud. Uuriti nelja funktsionaalse tunnuse sesooneid ja pikaajalisi muutusi neljas regioonis ning valitud keskkonnategurite mõju nende tunnuste pikaajalistele muutustele.

## 2. Kirjanduse ülevaade

### 2.1. Ülevaade funktsionaalsetest tunnustest

Funktsionaalsed tunnused on näiteks organismi suurus, toitumistüüp, kasvukiirus, paljunemiskiirus ja toitainete omastamise efektiivsus. Koosluste ökoloogia analüüsimise kontekstis võiksid tunnused olla ideaalis kvantitatiivsed ja pidevad, mis võimaldaks paigutada liike objektiivselt tunnuse skaalale ja neid omavahel võrrelda. Näiteks kirjeldada koosluses olevate liikide funktsionaalset mitmekesisust vaadeldes milline suurusvahemik või kasvukiiruste vahemik on liikide poolt esindatud. Fütoplanktoni puhul on erakordselt olulised ja huvipakkuvad pidevad tunnused raku suurus, kuju (ruumala-pindala suhe), kasvukiirus ja toitainete omastamise efektiivsus. Paraku on enamus neist tunnustest, välja arvatud raku suurus, suurema osa liikide kohta teadmata ning ka rakusuurus on väga plastiline. Tihtipeale juba olemasolevates seireandmetes üles märgitud viisil, mis ei võimalda selle kasutamist funktsionaalse tunnusena (näiteks on märgitud raku suurus, kuid rakk kuulub koloonia(te)sse, ning koloonia(te) suurus on teadmata). Seetõttu on fütoplanktoni funktsionaalse mitmekesisuse analüüsimisel seni põhiliselt kasutatud kvalitatiivseid tunnuseid: toitumistüüp (auto-, hetero- või miksotroofia), lämmastiku fikseerimise võime, räni kasutamine rakuseinas, esinemine üksikute rakkude või (fakultatiivsete või obligatoorsete) kolooniatena, liikuvmisvõime ning erinevate abistavate pigmentide olemasolu (Weithoff, 2003; Longhi & Beisner, 2010; Kruk *et al.*, 2010).

Valik millistele tunnustele keskenduda käesolevas töös sai tehtud kahe kriteeriumi alusel: i) tunnuse väärtust (või tunnuse mingi seisundi väärtust) mõjutavad oluliselt keskkonnatingimused ning ii) tunnus ise, kui see avaldub väga suurel osal fütoplanktoni kooslusest ja võib potentsiaalselt mõjutada ökosüsteemi toimimist. Kõik tunnused on kodeeritud väärtusega 0 või 1 (puudub või olemas) ning sõltuvaks muutujaks tunnuste muutuste uurimisel on seisundit "1" kandvate liikide biomassi osakaal kogubiomassist.

#### 2.1.1. Lämmastiku fikseerimine

Õhulämmastiku ( $N_2$ ) fikseerimine on fülogeneetiliselt tugevalt konserveerunud tunnus – esineb ainult prokarüootide hulka kuuluvatel sinivetikatel (Litchman & Klausmeier, 2008). Lämmastiku fikseerimine on selle rühma jaoks oluline konkurentsieelis, võimaldades neil vältida lämmastikupuudust süsteemides, milles fütoplanktoni kasv on kas aastaringselt või

mingil ajal kasvuhooajast, lämmastiku poolt limiteeritud (nagu seda on suurem osa Läänemerest suvekuudel). Sinivetikad on ainsad organismid, kes viivad läbi fotosünteesi sama raku või koloonia rakkudes, kus toimub ka õhulämmastiku (N<sub>2</sub>) fikseerimine (Berman-Frank *et al.*, 2007). Lämmastiku fikseerimise võime eristab sinivetikaid teistest taksonoomilistest rühmadest ja teeb lämmastiku fikseerijad üheks selgelt piiritletavaks funktsionaalseks rühmaks (Le Quéré *et al.*, 2005).

Mitte kõigi sinivetikate puhul ei ole lämmastiku fikseerimise võimet veel tuvastatud, kuid see nimekiri pikeneb. Samas on põhjust arvata, et nende liikide puhul, kellel see võime küll eksisteerib, aga on seni veel teadmata, ei ole lämmastiku fikseerimine väga sage ja valdav nähtus. Seega, nende ignoreerimine ei mõjuta väga oluliselt selle tunnuse leviku uurimist. Osadel liikidel toimub lämmastiku fikseerimine spetsiaalsete rakkude, heterotsüstide abil, mis võivad esineda näiteks sinivetikate niitjatel vormidel (Läänemeres *Anabaena*, *Aphanizomenon* ja *Nodularia* perekonnad). Teistel liikidel luuakse hapnikuvaba piirkond tiheda niitidepuntra keskel (näiteks avaookeanis peamine lämmastikufikseerija *Trichodesmium*). Lämmastiku fikseerimist läbiviiv ensüüm, nitrogenaas, on väga tundlik hapniku suhtes ja see võib protsessi takistada. Seega omab hapnik protsessi üle olulist kontrolli. Lämmastiku fikseerijad, kellel esinevad heterotsüstid, esinevad sagedamini magevees ja estuaarides. Avamerel nad tavaliselt puuduvad, ilmselt kõrgema raua ja fosfori nõudluse tõttu (Berman-Frank *et al.*, 2007; Olli *et al.*, 2015; Stal, 2009).

Sinivetikate lämmastiku fikseerimise võime on üldiselt kasulik ka teistele fütoplankteritele, kes ise lämmastikku fikseerida ei suuda, aga kasutavad ära sinivetikate seotud ja vette lekitatud lämmastikku (Olli *et al.*, 2015; Litchman & Klausmeier, 2008). Kui lämmastiku kergesti omastatava (nitraat, ammooniumioon) vormi kontsentratsioon vee pinnakihtides tõuseb, elavdab see primaarproduktiooni ja mõjutab seeläbi nii kohalikku kui lõpuks ka globaalset süsinikuringet (Berman-Frank *et al.*, 2007). Kuna lämmastiku fikseerimise omadus annab konkurentsieelise keskkonnas, kus lämmastik on limiteeritud (Weithoff, 2003), siis lämmastikufikseerijate osakaalu tõus indikeerib teatava tõenäosusega üldist lämmatikupuudust keskkonnas. Ehkki lämmastiku fikseerijad võivad teoreetiliselt kasvada ka ilma lämmastikku fikseerimata, jäävad nad üldiselt oma kasvukiiruses alla liikidele, kes lämmastikku ei fikseeri ja proportsionaalselt domineerivad nad pigem siiski olukorras, kus lämmastiku fikseerimise võime neile konkurentsieelise tagab (Stal, 2009; Spilling & Lindström, 2008).



### 2.1.2. Miksotroofia

Miksotroofia on toitumisstrateegia vorm, mis kombineerib autotroofse ja heterotroofse toitumise (Troost *et al.*, 2005b). Algupäraselt (evolutsioonilises mõttes) olid organismid miksotroofid ning spetsialiseerusid evolutsiooni käigus autotroofideks ja heterotroofideks, sest soodsates oludes on spetsialisti strateegia enamasti kohasem kui generalisti strateegia, s.t. miksotroofne liik ei suuda konkureerida autotroofse liigiga kui toitained on piisavalt autotroofseks kasvuks (Troost *et al.*, 2005a). Heterotroofsed protistid sõltuvad oma energiavajaduse rahuldamisel täielikult välistest orgaanilise süsiniku allikatest, omastades lahustunud või partiklilist orgaanilist süsinikku. Autotroofid kasutavad toiteelementidena anorgaanilisi ühendeid (toitesooli ja anorgaanilist süsinikku, näites CO<sub>2</sub>), et oma rakke üles ehitada ning toota eluks vajalikku energiat. Sõltuvalt energiaallikast jaotatakse autotroofse kemotroofideks või fototroofideks (Troost *et al.*, 2005b). Miksotroofia on kasulik eelis vee madala toitainetesisalduse tingimustes või kui toitainete kättesaadavus varieerub palju ajas (Troost *et al.*, 2005a; 2005b) ning signaaliseerib seetõttu peamiselt toitainete limitatsiooni või kasvutingimuste muutlikkust. Paljud fütoplanktoni rühmad, kelle toitainete omastamise kiirus ja kasvukiirus just toitainete kõrgete kontsentratsioonide juures on suhteliselt madalamad, näiteks vaguviburvetikad ja krüptofüüdid, on miksotroofid (Litchman & Klausmeier, 2008). Miksotroofia, sarnaselt lämmastiku fikseerimisega, kuulub funktsionaalsete tunnuste hulka, mille kohta teada olev informatsioon võib olla kallutatud. Käesoleval hetkel loetakse miksotroofideks kõiki neid, kelle puhul see on tõestatud. Samas välistada seda sisuliselt ühegi autotroofse liigi puhul ei ole võimalik (küll aga kõigi heterotroofsete liikide puhul, kuna neil puuduvad pigmendid fotosünteesi läbiviimiseks).

### 2.1.3. Liikuvus

Toitainete omastamise efektiivsus läbi rakupinna kahaneb väga kiiresti raku ruumala kasvades kui rakk sõltub toitainete omastamisel ainult difusioonist. Kui rakk suudab aktiivselt ringi liikuda, paraneb toitainete difusioon läbi raku ümber oleva veekihi. Ka saavad liigid, kes suudavad suuremaid vahemaid läbida, näiteks veekogu pinna ja põhja vahel migreeruda, kasutada ära veekogu pimedamates kihtides veel kasutamata jäänud toitaineid (Kiorboe, 1993; Weithoff, 2003). See seletab miks seisvas vees domineerivad kas väikesed ja väga väikesed rakud (<1 µm, tsüanobakterid, flagellaadid) või suuremad viburitega vormid (vaguviburvetikad). Ujumise kiirus väikese flagellaadi puhul (näiteks 10 µm rakuläbimõõduga) on umbes 10 tema keha pikkust/sekundis. Suurte vormide puhul

(100 µm) nagu vaguviburvetikad on suhteline ujumiskiirus väiksem, umbes 1 kehasuurust/sekundis (Kiorboe, 1993). Liikuvus aitab ka vältida kiiret põhja vajumist (Weithoff, 2003). Liikuvus, nagu juba eespool mainitud, on üsna laialt levinud tunnus fütoplanktoni rühmade seas, samas on see siiski piiritletud.

**Tabel 1.** Töös kasutatud funktsionaalsete tunnuste esinemine eri fütoplanktoni rühmades.

Tunnus	Olemas	Puudub
Lämmastiku fikseerimine	Osadel sinivetikate hõimkondadel, nt <i>Nostocales</i>	Kõigil eukarüootidel, osadel sinivetikate seltsidel ( <i>Chroococcales</i> , <i>Synechococcales</i> , <i>Oscillatoriales</i> )
Miksotroofia	haptofüüdid, vaguviburvetikad, krüptofüüdid	ränivetikad, sinivetikad
Liikumisvõime	vaguviburvetikad, osad rohevetikad, koldvetikad, kaelusflagellaadid, eugleniidid	ränivetikad, sinivetikad, osad rohevetikad
Räni kasutamine rakuseinades	Kõik ränivetikad, osad koldvetikad (selts <i>Synurales</i> ), silikoflagellaadid ( <i>Dictyochales</i> )	Kõik ülejäänud vetikarühmad

#### 2.1.4. Räni kasutamine rakuseinades

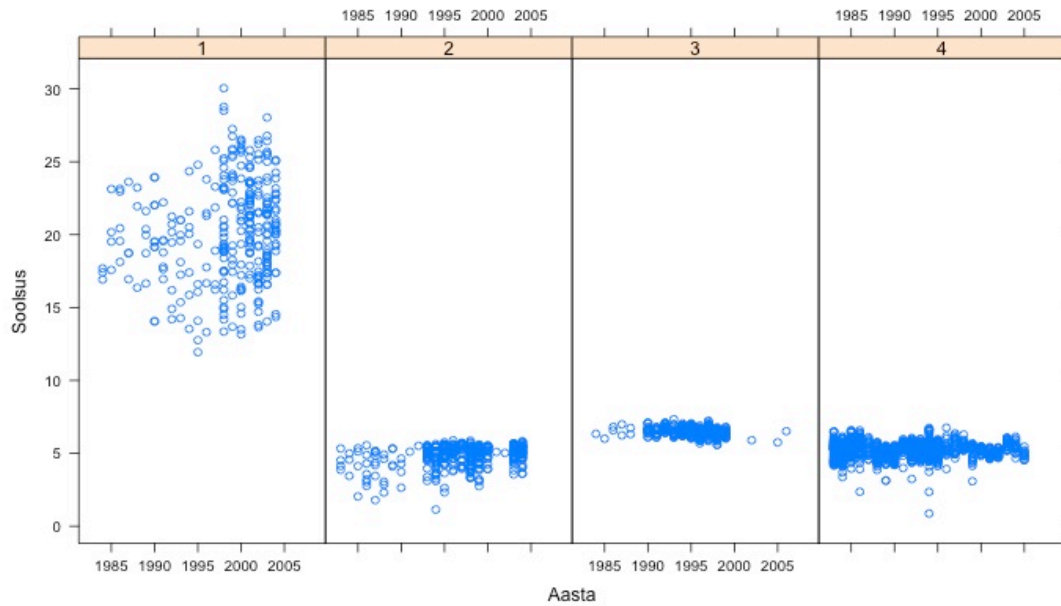
Vees leiduvat räni kasutatakse näiteks rakuseinade ehitamiseks, sest see on energeetiliselt väga „odav“, väikese energiakuluga (Sarhou *et al.*, 2005). Üks suurühm kes räni kasutavad on ränivetikad. Lisaks neile on veel näiteks klass koldvetikad ja *Synurophyceae*. Ka koldvetikate tsüstid, statosporid, sisaldavad rakuseinades räni. Ränivetikadel esineb ränist pantser, koldvetika rakud võivad olla kaetud ränist soomustega (Lee, 1999). Räni tõstab raku kaalu, mis kiirendab näitkes ränivetikate settimist veekogu põhja. Selle protsessi käigus transporditakse ka väga efektiivselt välja süsinikku (Weithoff, 2003; Smetacek, 1999). Kuna ränivetikad on väga sageli domineerivaks rühmaks fütoplanktoni kooslustes, siis selle tunnuse levik ja osakaal sõltub siiski peamiselt ränivetikate osakaalust (Sarhou *et al.*, 2005).

## **2.2. Uurimisala**

Läänemere pindala on 415 266 km<sup>2</sup> ja maht 21 721 km<sup>3</sup> ning mere keskmine sügavus on 52,3 meetrit. Läänemeri on riimveeline veekogu, soolsus on üks põhilisi tegureid, mis limiteerib organismide levikut ja paljunemist, kuid lisaks kontrollivad liikide (alates fütoplanktonist ja lõpetades kaladega) ruumilist levikut Läänemeres temperatuur ja hapnikutingimused (HELCOM, 1996, 2002; Ojaveer, 2014). Läänemerele on iseloomulik tugev sesoonsus, tugev veesamba soojus- ning soolsuskihistumine, loodete puudumine ja osaline jääkate talvel. Läänemeri on jaotatud erinevatesse alambasseinidesse, millel on neile omapärane morfoloogia, hüdrograafia, seotus Läänemere avaosaga, ning magevee sissevoolu hulk (Heiskanen, 1998). Käesolevas töös kasutatud andmed pärinevad neljast eri basseinist – Kattegat, Liivi laht, Läänemere avaosaga ja Soome laht (Joonis 1).

### **2.2.1. Soolsus**

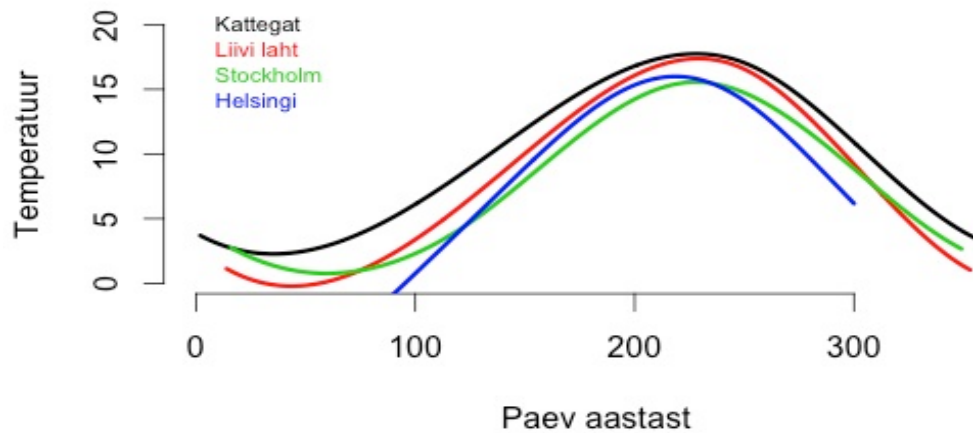
Läänemere soolsus kujuneb jõgede poolt kantava magevee, ning Taani väinade kaudu sissetungiva soolase merevee segunemise tagajärjel (HELCOM, 2002; Ojaveer, 2014). Soolsus varieerub 2st 20ne promillini, langedes üldiselt kirdesuunaliselt, ning püsiv soolsuse hüppekiht paikneb 60-70 meetri sügavusel, s.t. kogu ala Läänemerest, mis on sügavam kui 60-70 meetri, on reeglina püsivalt kihistunud (Heiskanen, 1998). Sesoonselt intensiivseim mageda vee sissevoolu periood erineb regiooniti, aga enamasti toimub see kevadel või varasuvel. Soolane vesi tuleb Läänemerre läbi Taani väinade Põhjamerest pidevalt toimiva regulaarse ja mõõduka veevahetuse tagajärjena. Sellel lisanduvad erakorralised ja ebaregulaarsed sissevoolud, kui tavapäraselt suuremad soolase vee massid tungivad Läänemerre tugevate läänekaarte tormituulte esinemisel, enamasti sügistalvisel perioodil, kus magevee sissevool ning meretase on madalamad. Kuna soolane vesi on raskem vajub see põhja ning magedam vesi jääb pinnakihtidesse. Ruumiliselt on soolsus oluliselt kõrgem Taani väinades, mis vahetult ühenduses Põhjamerrega, ja väga madal ülejäänud kolmes piirkonnas, millest pärit andmeid on siin töös kasutatud, erilist sesoonset varieeruvust soolsuses ei ole (Joonis 2) (HELCOM, 2002; Ojaveer, 2014).



**Joonis 2.** Soolsuse pikaajaline käik töös uuritud piirkondades (1- Kattegat, 2- Liivi laht, 3- Stockholm, 4- Helsingi).

### 2.2.2. Temperatuur ja valgus

Läänemeri ulatub üle 15 laiuskraadi, mis toob kaasa märgatava varieeruvuse vegetatsiooni perioodi alguses ning kestvuses. Talvine jääkate on iseloomulik suurele osale Läänemerest, v.a. Kattegat, ning mõjutab primaarproduksiooni ja kasvuperioodi pikkust, kusjuures kasvuperiood lüheneb ning algab hiljem lõunast põhja suunas (HELCOM, 2002; Ojaveer, 2014). Veetemperatuuridele on iseloomulik sarnane sesoonne käik kõigis uuritud piirkondades (Joonis 3).



**Joonis 3.** Tüüpilise temperatuuri sesoonne keskmine neljas regioonis (Kattegat, Liivi laht, Stockholm ja Helsingi).

### 2.3. Fütoplanktoni funktsionaalsete tunnuste mõju Läänemere toiduahelale ja ökosüsteemile

Vegetatsiooniperiood parasvöötme rannikumeredes algab tavaliselt hilistalvise-kevadise ränivetikate õitsenguga, millele järgneb suvine kooslus, mis on tihtipeale domineeritud vaguviburvetikate poolt (Smayda & Trainer, 2010). Läänemere kevadõitsengud moodustavad sellest globaalsest reeglist erandi, sest Läänemeres vaguviburvetikate ja ränivetikate õitsengud kevadel kattuvad (Klais *et al.*, 2011; Kremp *et al.*, 2008). On ka leitud, et vaguviburlaste osakaal Läänemere kevadõitsengutes on aastakümnete jooksul tõusnud. Seda muutust on peamiselt seostatud kliima varieeruvusega, kuna kevadel ei ole üldjuhul neile rühmadele olulised toitained piiratud (Kremp *et al.*, 2008; Hinder *et al.*, 2012). Nimelt soosivad pehmemad talved ning tormisemad ilmad vaguviburvetikaid (Klais *et al.*, 2013). Kui toitained saavad otsa, settivad ränivetikad kiiresti põhja (Ryner *et al.*, 2013). Vaguviburvetikad seevastu, tänu oma liikumisvõimele, püsivad veesambas ning lagundatakse seal (Heiskanen, 1998).

Ränivetikate ja vaguviburlaste erinevad settimismustrid mõjutavad hapniku kasutust veekogu põhjakihis ja fosfori vabanemist setetest. Kui biomass, mida on üldiselt rohkem peale ränivetikate domineeritud kevadõitsengut, hakkab veekogu põhjakihtides lagunema, tarbib see hapnikku ning võib sügavama vee ja piiratud segunemise puhul kiiresti viia hapnikupuuduse ehk anoksiani (Spilling & Lindström, 2008). Anoksilised tingimused

mõjutavad nii lagunemisprotsessi ning toitainete ringet, eriti setetes ladestunud fosfori liikuvust. Fosfori seotus setetes on seotud raua ringega nii järvedes kui meredes (Yamada & Kayama, 1987). Suur osa setetes leiduvast fosforit esineb  $\text{PO}_4^{3-}$  kujul, mis on lahustumatu ühend. Kui tingimused setetes muutuvad akoksiliseks, jätkavad lagundamist rauda hingavad bakterid, redutseerides Fe (III) Fe (II)ks, mis ei hoia enam fosforit kinni. Selle tulemusel hakkab fosfaat lekkima setete kohal olevasse vette. Kui põhjakihtidesse jõuab taas hapnikku, oksüdeerub Fe (II) tagasi Fe (III)ks ja seob endaga taas fosfaati (Spilling & Lindström, 2008).

Teised makro-toitained, mis on esmatootjatele olulised, on lämmastik ja räni. Läänemere lõunaosa on üldiselt lämmastiku poolt limiteeritud, madala N:P suhte puhul, annab see eelise lämmastikku fikseerivatele sinivetikatele, eriti soojal tormide vaastel suvekuudel (Wasmund *et al.*, 2005). Teistele primaarprodutsentidele on kõige lihtsamini kättesaadav ammoonium ( $\text{NH}_4^+$ ), mis vabaneb setetest, kui orgaaniline aine on setetes lagunenu (näitkeks pärast veeõitsengut). Kui tingimused setetes on hapnikurikkad, oksüdeerub ammoonium nitritiks ( $\text{NO}_2^-$ ) või nitraadiks ( $\text{NO}_3^-$ ), mis on samuti fütoplankteritele kättesaadav. Anoksilistes tingimustes võivad nad aga denitrifitseeruda  $\text{N}_2$ -ks, misjärel ei ole see enam esmatootjatele kättesaadav (Mulder *et al.*, 1995). Kui lämmastikku on vees vähe, annab see küll eelise lämmastikku fikseerivatele fütoplankteritele, kuna nad suudavad endale ise lämmastikku toota, aga sellest üksi ei piisa, vaja on ka fosforit. Fosfor on üldiselt peetud üheks olulisemaks toitaimeks, mis kontrollib lämmastikku fikseerivate sinivetikate õitsenguid. Fosfor satub enamasti vette maa pinnaveega ning seda leidub ka ohtralt vee setetes, kus ta anoksilistes tingimustes vähehaaval vabaneb (Spilling & Lindström, 2008).

## **2.4. Keskkonna mõju fütoplanktoni funktsionaalsele koosseisule**

Fütoplanktoni koosluste funktsionaalne koosseis peegeldab teiselt poolt ka kooslusele mõjuvaid keskkonnategureid (Finkel *et al.*, 2009). Näiteks vajavad lämmastikku fikseerivad sinivetikad enamasti suhteliselt sooja ja kihistunud veesammast (Falkowski *et al.*, 1998). Globaalne soojenemine ja  $\text{CO}_2$  kontsentratsiooni tõus ookeni pinnakihtides (seoses üldise  $\text{CO}_2$  kontsentratsiooni tõusuga atmosfääris, vaatamata sellele, et soojemas vees  $\text{CO}_2$  lahustuvus väheneb), võivad avaldada positiivset mõju õhulämmastikku ( $\text{N}_2$ ) fikseerivatele liikidele, suurendada nende arvukust ning laiendada nende geograafilist levikut (Stal, 2009). Lämmastikku fikseerivad sinivetikad on laialdaselt levinud troopilistes ja subtroopilistes ookeanites, ja puuduvad või esinevad vähesel määral parasvöötme või

külmade ookenite pelagiaalis. Samas on nad levinud ka järvedes ja estuaarides üle terve maailma, mis näitab, et temperatuur üksi ei ole neile limiteerivaks faktoriks. Läänemere lämmastikku fikseerivate liikide puhul on siiski tuvastatud positiivne seos temperatuuriga. Kuni veetemperatuur on alla 16°C, nad reeglina õitsenguid ei moodusta. Lämmastikku fikseerivad sinivetikad võivad puududa ka sellistest veekogudest, kus lämmastiku limitatsiooni ei esine, mis võtab neilt eelise teiste fütoplankterite ees. Ka Läänemeres on lämmastikku fikseerivate sinivetikate eduks vaja madalat N:P suhet, mis loob neile eelise teiste fütoplankterite ees (Plinski & Jozwiak, 1999).

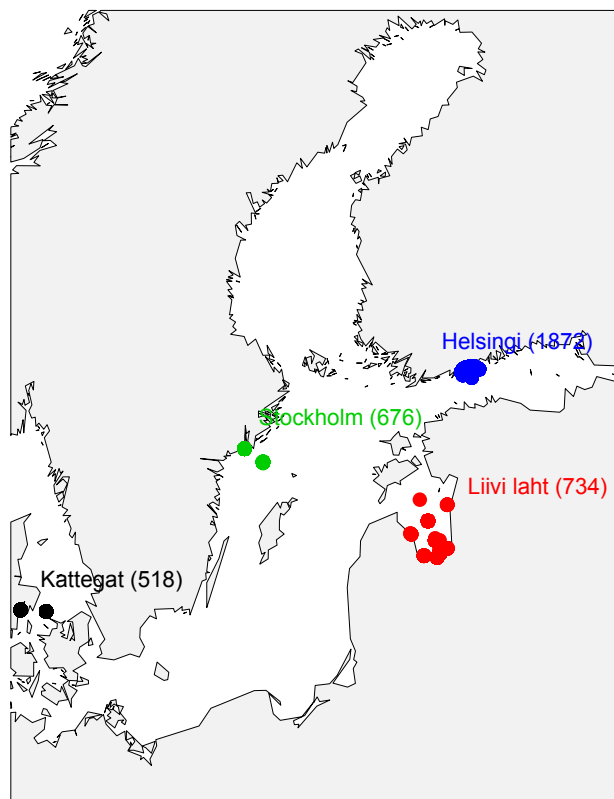
Räni kasutavate liikide osakaalu langemine või suurenemine võiks peegeldada räni kättesaadavust. Samas, kuna suurem osa räni kasutajatest on ränivetikad, teiste rühmade osa räni kasutajate hulgas on marginaalne, siis ilmselt on räni kasutamise kui tunnuse varieeruvus biomassis seotud pigem teiste ränivetikatele funktsionaalsete tunnustega. Näiteks kasvukiirus ning vajadus turbulentsi ja kõrge toitainete kontsentratsiooni järele (Spilling *et al.*, 2014; Smayda & Reynolds, 2001). Mistõttu on võimalus, et see tunnus ei signaliseeri päris täpselt tunnuse endaga seotud muutusi keskkonnas.

Miksotroofide osakaal võiks muutuda peamiselt siis, kui keskkond, eriti ressursside kättesaadavus, varieerub tugevalt. Sesoonses keskkonnas on kasulik omada kombineeritud toitumistüüpi (auto- ja heterotroofia). Kevadisel ajal, kui toitaineid vees on külluses, on eelistatud olukorras autotroofid (kui ka valgust on piisavalt). Pärast kevadõitsengut aga leidub vees rohkelt orgaanilisi toitaineid ja oluline osa produktsioonist toimib läbi erinevate heterotroofidele. Miksotroofide osakaal muutub tavaliselt suvisel ajal kui nende osakaal tõuseb ning kui toitaineid vees on üldiselt vähem. Seega kombineeritud toitumistüüp on soodsaim kasvutingimuste kiirete muutuste perioodil (Barton *et al.*, 2013; Troost *et al.*, 2005 a; 2005b).

Liikumisvõimeliste liikide osakaalu võiks mõjutada muutused veesamba kihistumise tugevuses. Seisvas, tugevalt kihistunud vees on liikumisvõimelistel liikidel just seetõttu eelis, et nad on võimelised migreeruma sinna, kus on toitaineid rohkem, pinna ja põhja vahel (Weithoff, 2003). Liikumisvõimetud fütoplankterid settivad toitainetevaestes tingimustes aga tugevalt kihistunud ja seisvas vees välja (Kiorboe, 1993, Weithoff, 2003).

### 3. Materjalid ja meetodid

Käesolevas töös on kasutatud Läänemere fütoplanktoni seireandmeid, mis on kogutud erinevate Läänemere riikide teadusasutuste poolt. Andmed, mida analüüsi kaasati, on kogutud ajavahemikus 1982-2008. Analüüsi valiti need proovid, mis olid ruumis tihedamalt koondunud näidatud neljast piirkonnast (joonis 1) ehkki andmeid esines hajusalt üle kogu Läänemere. Sel viisil lootsin vähendada ruumilist müra nii sesoonsetes kui pikaajalistes muutustes. Proove oli kokku 3800.



**Joonis 1.** Joonisel on märgitud kohad, kust pärinevad antud töös kasutatud aegread. Tihedama proovivõtu ajalooga piirkondi oli neli: Kattegat, Liivi laht, Stockholm ja Helsingi. Sulgudes olevad numbrid näitavad iga ala proovide arvu.

Andmed sisaldavad liike ja raku suurusest ning rakkude arvust (rakku liitris) arvutatud biomassi ( $\mu\text{gL}^{-1}$ ). Liikide funktsionaalsed tunnused (liikumisvõime, miksotroofsus, lämmastiku fikseerimise võime ja räni kasutamine rakuseinades) on otsitud kirjanduse põhjal. Liike, või kõrgemaid taksonid, oli algandmetes kokku ligikaudu 1200, suurem osa



neist aga esinesid väga väikeses hulgas proovides. Kuna kirjandusest kõigi liikide kohta infot leida polnud võimalik, sai tunnuste otsimiselt lähtunud liikide sagedusest, s.t. alustades neist liikidest, keda esines kõige sagedamini. Osade liikide puhul ei olnud võimalik tunnuseid määrata ka puuduliku taksonoomilise info tõttu (kui näiteks proovis oli märgitud "*unicell*", või "*unknown flagellate*"), kuid sageli oli võimalik vähemalt osad tunnused määrata. Näiteks "*unknown flagellate*" oli kindlasti liikumisvõimeline organism, seega sai teda liikumisvõime osakaalu arvutamisse.

Esimese sammuna arvutati välja nende liikide biomassi proportsiooni proovi kogubiomassist, kelle kohta konkreetne tunnus oli tuvastatud (1 või 0). Iga tunnuse puhul kaasati edasisse analüüsi ainult need proovid, kus nende liikide biomass kokku, kelle tunnuse väärtused olid teadmata, jäi alla 10% proovi kogubiomassist.

Teise sammuna arvutati iga tunnuse biomassi proportsiooni, jagades nende liikide biomassi, kellel antud tunnuse puhul oli märgitud väärtuseks 1, proovi kogubiomassiga. Seejärel uuriti funktsionaalsete tunnuste osakaalude muutusi ajas piirkondade kaupa, nii sesoonselt (funktsioonina päevast aastast), kui pikaajaliselt (funktsioonina aastast, ajavahemikus 1982-2009), eraldi kevad- ja suvekuude lõikes.

Andmeanalüüsis kasutati vabavaralist programmi R. Pikaajalise ja sesoonse mustri väljajoonistamiseks kasutati funktsiooni "*gam*" (*Generalized Additive Models*) paketis "*mgcv*". "*gam*" sobitab andmetele üldistatud aditiivset mudeli, kus sõltuvaks muutujaks oli uuritava tunnusega liikide osakaal biomassist, ja mitteparameetiline seletav muutuja on aeg – kas aasta või päev aastast. Kasutati mitteparameetrilist mudelit, kuna tunnuste muutused ajas (eriti pikaajaliselt) ei saa olla funktsionaalselt seotud ajaga (eriti pikaajalised muutused). "Üldistatud" mudeli nimes tähendab seda, et lisaks mitteparameetrilisele seosele eeldati ka mitte-normaalset vigade jaotust andmetes. Proportsioonid ei saa kunagi olla alla 0 või üle 1. Eriti juhul kui suurem osa väärtusi juhtub olema kas nullid või ühed, on mudeli statistiliselt korrektseks sobitamiseks vaja kasutada sellisele jaotusele sobivamat veajaotust (antud juhul kasutati binoomjaotust, mis sobib nii ainult 0 ja 1 väärtuste, kui proportsioonide analüüsimiseks). Sesoonse kõvera sobitamisel kasutati tsüklilist silumisfunktsiooni, mis sobitas kõvera alguse ja lõpu kokku (s.t. päeva 1 ja 365). "*gam*" funktsioon *mgcv* paketis on eriti mugav kasutada eelkõige seetõttu, et mudeli sobitamise algoritm sisaldab valideerimisprotsessi, mille käigus hinnatakse mitte-parameetrilise ja keerukama seose paremust lihtsa lineaarse seose suhtes (aga ka optimaalset vabadusastmete

arvu, mis peegeldub kõvera kõveruse – mida vähem vabadusastmeid, seda sirgem funktsioon, ning sirgem kõver), ja juhul kui mitteparameetrilise mudeli seletusvõime ei ole oluliselt parem kui lineaarse mudeli oma, sobitatakse lineaarne mudel.

Et võrrelda eri tunnuste sesoonset ja pikaajalist dünaamikat, võrreldi sobitatud mudelite  $p$ -väärtusi ja determinatsioonikordajaid ( $R^2$ ). Autorit huvitas ajaliste seoste tugevuse hindamisel eelkõige mudelite  $R^2$  kuna valim oli suhteliselt suur (500-1800 proovi piirkonna kohta) ja andmetes esines teatav ajaline autokorrelatsioon (s.t. ajaliselt lähemal olevad proovid olid väärtuselt sarnasemad ja osaliselt ennustatavad ajas varem mõõdetud väärtustest, mis vähendab valimi efektiivset suurust, ja alandab kunstlikult  $p$ -väärtust). Pika-ajaliste kõverate puhul arvutati sobitatud väärtustest (s.t. väärtused, mis paiknevad mudeli poolt ennustatud kõveral) ka Mann-Kendalli tau (funktsioon Kendall, pakett MannKendall), mis hindab mitte-parameetrilist trendi järjestikustest väärtustes (s.t. kas rohkem on neid vaatluspaare, millele järgnevad väärtused on suuremad, või väiksemad).

$R^2$  ja  $p$  väärtused ning MannKendalli tau väärtused on toodud kõigi sobitatud mudelite kohta (Tabel 2 ja Tabel 3) ja seosed kõvera kujul on toodud funktsionaalsetele tunnustele ja regioonidele kaupa Joonistel 4 ja 5.

Uuriti ka keskkonnamuutujate seoseid analüüsitud funktsionaalsete tunnuste varieeruvusega. Esmalt testiti Läänemere indeksi (BSI- *Baltic Sea Index*, analoogne Põhja-Atlandi Ostsillatsiooni indeksiga, Lehmann *et al.*, (2002)) talviste (detsember-märts) väärtuste mõju liikumisvõimeliste liikide osakaalude kevadel. Läänemere indeksi positiivsed väärtused on enamasti seotud pehmemate talvedega Läänemere piirkonnas. Teiseks uuriti veetemperatuuri mõju lämmastikku fikseerivatele organismidele suvel. Keskkonnategurite mõju uuriti kõigi tunnuste osakaalude residuaalidele tüüpilisest sesoonsest keskmisest, temperatuuri kui seletava muutuja puhul kasutati samuti residuaale sesoonsest keskmisest.

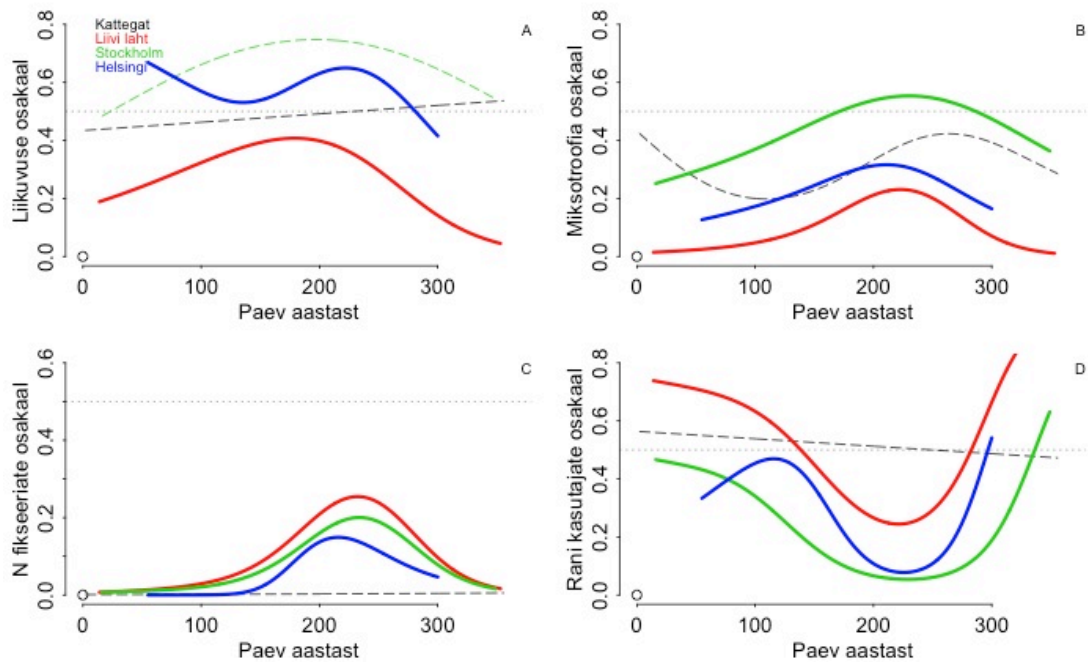
## 4. Tulemused

### 4. 1. Funktsionaalsete tunnuste sesoonsed ja pikaajalised muutused

#### 4. 1. 1. Sesoonsed muutused

**Tabel 2.** Sesoonse mustri tugevus funktsionaalsete tunnuste osakaalus neljas Läänemere piirkonnas, tuginedes sobitatud mudeli determinatsioonikordajale ( $R^2$ ) ja silumisfunktsiooni olulisusele (p-väärtus). Igas lahtris on ära toodud (selles järjekorras)  $R^2$  ja p-väärtus (olulised väärtused rasvases kirjas). Kõik sobitatud kõverad (või sirged, kui mudel sobitas lineaarse seose) on näidatud Joonisel 4.

Regioon	Liikumisvõime $R^2$ (p-väärtus)	Miksotroofia $R^2$ (p-väärtus)	Lämmastiku fikseerimine $R^2$ (p-väärtus)	Räni kasutamine rakuseinades $R^2$ (p-väärtus)
Kattegat (Taani väinad)	0.00745 (0.186)	0.13 (0.00169)	-2.57e-05 (0.619)	0.00574 (0.24)
Liivi laht	0.222 <b>(2.02e-08)</b>	0.284 <b>(4.78e-07)</b>	0.287 <b>(1.14e-08)</b>	0.411 <b>(2e-16)</b>
Stockholm (Rootsi idarannik)	0.0557 (0.00684)	0.124 <b>(0.000413)</b>	0.304 <b>(1.1e-06)</b>	0.223 <b>(1.59e-14)</b>
Helsingi (Soome laht)	0.0495 <b>(0.000236)</b>	0.0698 <b>(0.000139)</b>	0.19 <b>(1.41e-08)</b>	0.319 <b>(2e-16)</b>



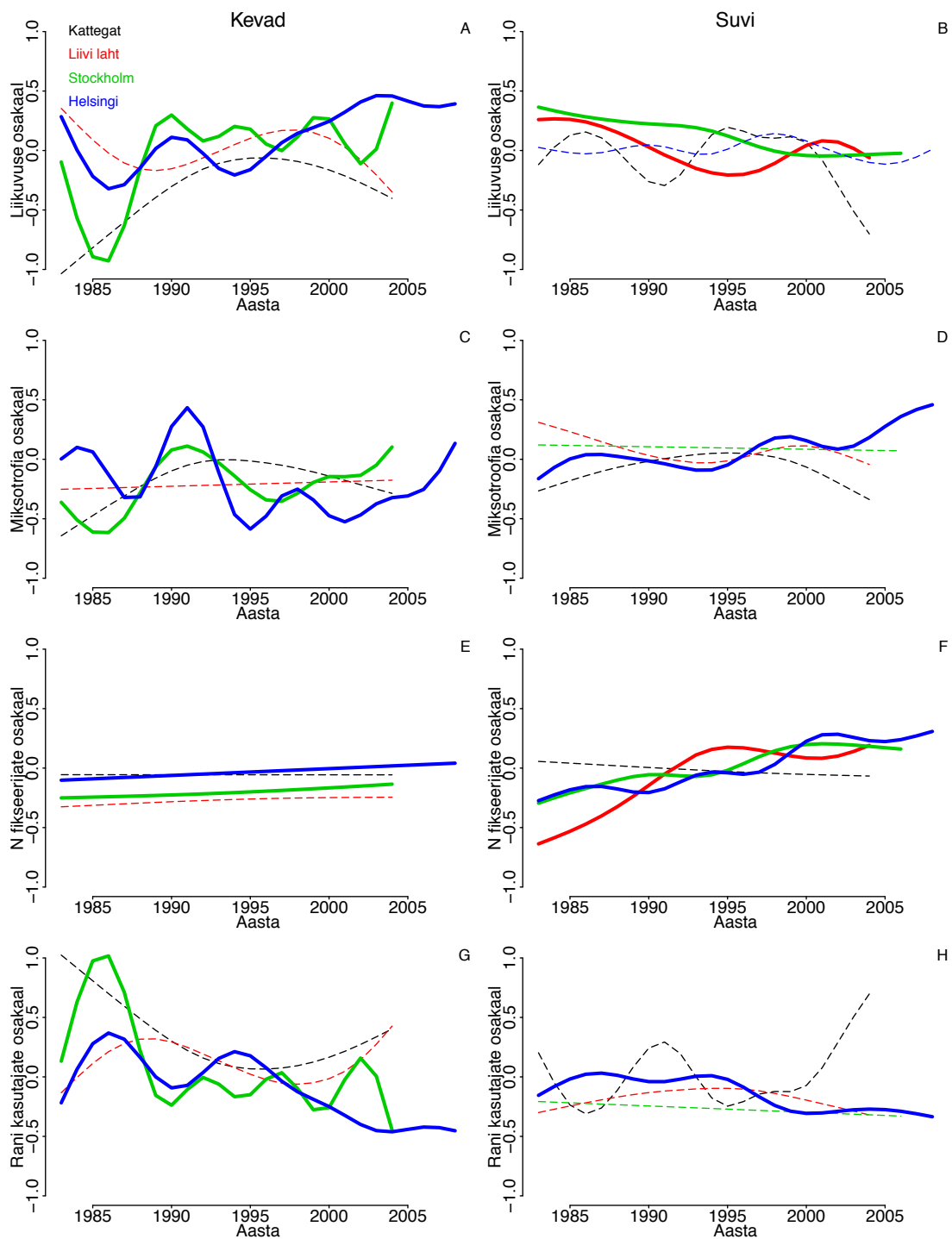
**Joonis 4.** Liikumisvõimeliste (A), miksotroofide (B), lämmastiku fikseerijate (C) ja räni kasutajate (D) osakaalude sesoonne muster regiooniti. Mitteilulised tulemused ( $p > 0.001$ ) on joonisel märgitud katkendliku joonega. Must- Kattegat, punane- Liivi laht, roheline- Stockholm, sinine- Helsingi.  $R^2$  ja  $p$ - väärtused on ära toodud Tabelis 2.

Kolmes piirkonnas neljast on sesoonsed mustrid erinevate tunnuste lõikest üldiselt sarnased. Kattegatis torkab silma see, et sesoonset mustrit ei ilmne üheski tunnuses. Lisaks puuduvad Kattegatis lämmastiku fikseerijad, s.t. nende osakaal läbi kogu sesooni on väga madal. Ülejäänud tunnustes esineb kõikides regioonides oluline sesoonne varieeruvus, v.a. liikumisvõimeliste liikide osakaalus Rootsi idarannikul. Miksotroofide ja lämmastiku fikseerijate osakaal tõuseb kevadest suvesse, räni kasutajate osakaal aga langeb kevade järel. Ka liikuvate liikide osakaal tõuseb üldiselt suveperioodil.

#### 4. 1. 2. Pikaajalised muutused

**Tabel 3.** Pikaajalised muutused funktsionaalsete tunnuste osakaaludes regioonide kaupa kevadel ja suvel. Kevadkuudeks olid Kattegatis märts-aprill, ning Liivi lahes, Stockholmis ja Helsingis märts-mai; suvekuudeks mai-juuli Kattegatis ja juuni-august ülejäänud piirkondades. Plussid ja miinused tähistavad seda, kas trend on tõusev (+) või langev (-) (Mann-Kendall), tabelisse on lisatud vaid olulised tõusu- ja langustrendid.

Regioon	Liikumisvõime $R^2$ (p-väärtus)	Miksotroofia $R^2$ (p-väärtus)	Lämmastiku fikseerimine $R^2$ (p-väärtus)	Räni kasutamine rakuseinades $R^2$ (p-väärtus)
Kattegat (Taani väinad), kevad	0.103 (0.0139)	0.0937 (0.0241)	0.00714 (0.195) -	0.103 (0.0139)
Kattegat (Taavi väinad), suvi	0.101 (0.0168)	0.0613 (0.0399)	0.0618 (0.0102) -	0.12 (0.0066)
Liivi laht, kevad	0.0648 (0.0173)	0.00191 (0.245) +	0.0234 (0.0715) +	0.0562 (0.033)
Liivi laht, suvi	0.0854 <b>(0.000654)</b>	0.023 (0.167)	0.124 <b>(3.27e-06)</b> +	0.0191 (0.118)
Stockholm (Rootsi idarannik), kevad	0.213 <b>(1.61e-08)</b>	0.16 <b>(4.66e-06)</b>	0.0862 <b>(6.64e-05)</b> +	0.25 <b>(1.54e-10)</b>
Stockholm (Rootsi idarannik), suvi	0.0818 <b>(0.000365)</b> -	-0.00347 (0.66) -	0.138 <b>(1.37e-06)</b> +	0.0092 (0.0766) -
Helsingi (Soome laht), kevad	0.164 <b>(9.95e-16)</b> +	0.335 ( <b>&lt;2e-16</b> )	0.111 <b>(2.88e-14)</b> +	0.175 ( <b>&lt;2e-16</b> ) -
Helsingi (Soome laht), suvi	0.0134 (0.0484)	0.121 ( <b>&lt;2e-16</b> ) +	0.173 ( <b>&lt;2e-16</b> ) +	0.0709 <b>(1.74e-12)</b> -



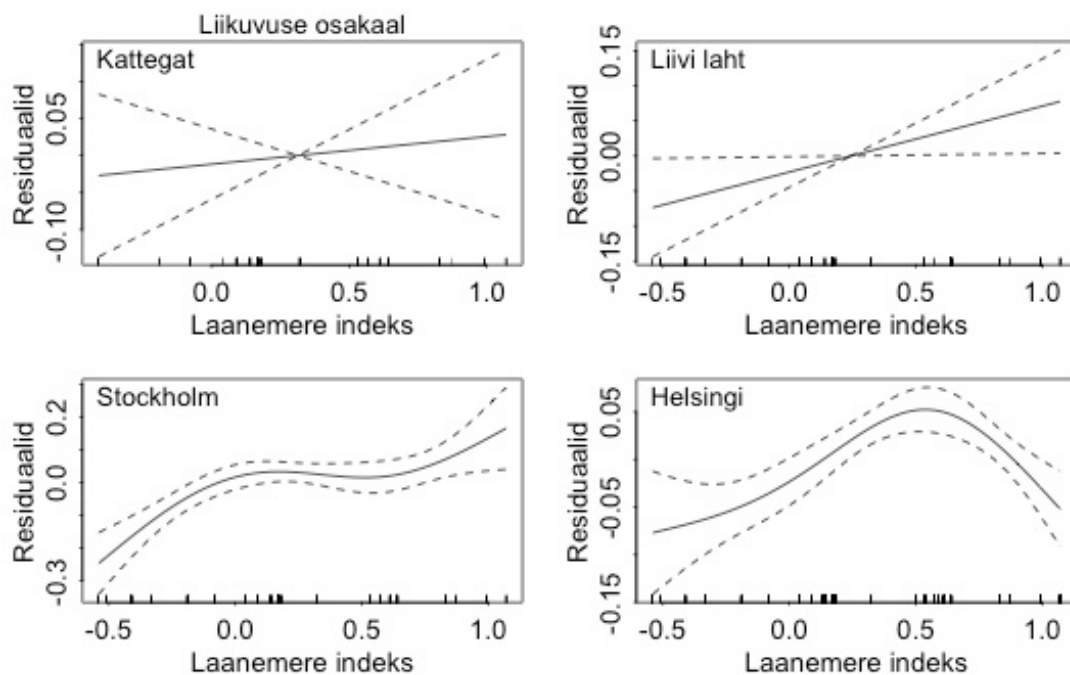
**Joonis 5.** Liikumisvõimeliste (A, B), mikstotroofide (C, D), lämmastiku fikseerijate (E, F) ja räni kasutajate (G, H) osakaalude pikaajaline (1983- 2008) muster regiooniti (kevad ja suvel). Mitteolulised ( $p > 0.001$ ) tulemused on joonisel märgitud katkendliku joonega. Must- Kattegat, punane- Liivi laht, roheline- Stockholm, sinine- Helsingi.  $R^2$  ja  $p$ - väärtused on esitatud Tabelis 3.

Tunnustest esines kõige rohkem pikaajalisi olulisi muutusi lämmastikufikseerijate osakaalus, mis on enamustes piirkondades (v.a. Kategatis) tõusnud nii kevadel kui suvel. Piirkondadest seevastu oli kõige tugevam pikaajalise muutlikkusega kõigi tunnuste lõikes

Helsingi piirkond. Silma jäi veel räni kasutamise osakaalu langus kevadel (Helsingis) ning suvel (Helsingis ja Stockholmis) ning liikumisvõimeliste liikide samaaegne, ehkki väiksema  $R^2$ -ga, tõus (kevadel).

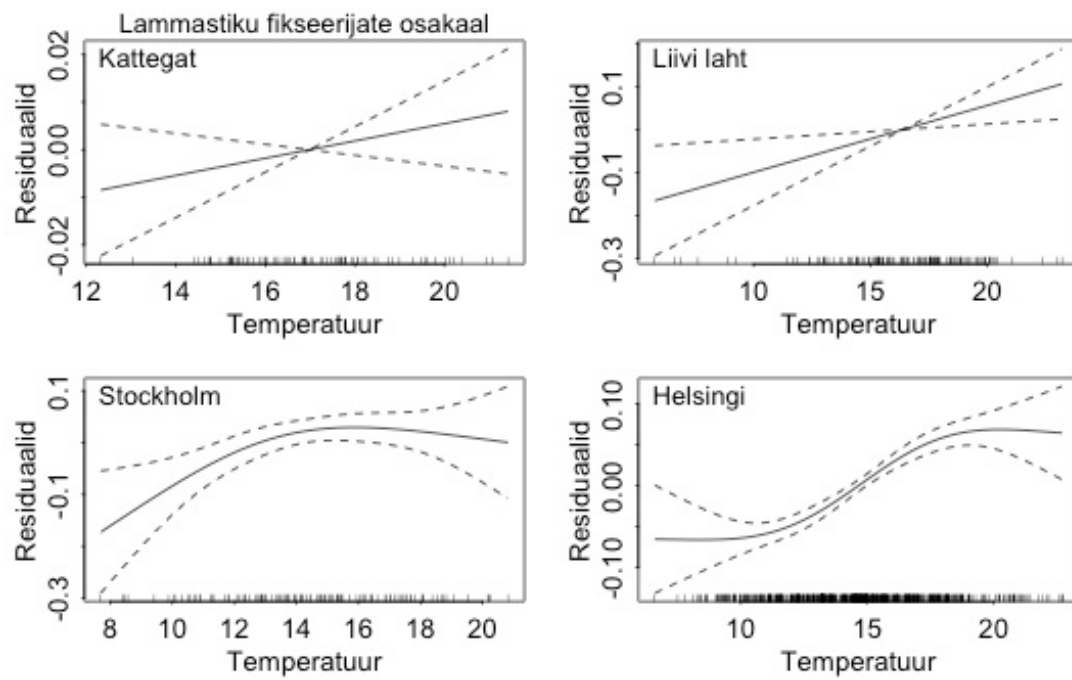
## 4.2. Seosed keskkonnaga

Läänemere indeksi mõju liikumisvõimeliste organismidele kevadel oli positiivne ja oluline Stockholmi ja Helsingi piirkondades ( $R^2=0,0978$ ;  $0,0261$ ), ning veetemperatuuri mõju lämmastikufikseerijate osakaalule suvel oli samuti positiivne ja seos oli oluline Helsingi piirkonnas ( $R^2=0,1$ ), Joonised 6 ja 7.



**Joonis 6.** Läänemere indeksi (BSI) mõju liikuvatele organismidele kevadel regioonide kaupa. Sõltuvaks muutujaks on liikumisvõimeliste liikide biomassi residuaalid tüüpilisest sesoonsest keskmisest.

Läänemere indeksi ja liikumisvõimeliste liikide osakaalu vahel oli positiivne seos, nagu ka autor eeldas. Kõige nõrgem seos kahe muutuja vahel on Kattegatis. Stockholmis ja Liivi lahes on selge positiivne seos.



**Joonis 7.** Temperatuuri mõju lämmastiku fikseerijatele suvel.

Seos lämmastiku fikseerijate ja temperatuuri vahel oli positiivne, nagu ka autor eeldas.



## 5. Arutelu

Käesoleva töö eesmärk oli tuvastada pikaajalisi muutusi Läänemere fütoplanktoni koosluse funktsionaalses koosseisus, arvestades, et fütoplanktoni liigilises koosseisus ning liigirikkuses on toimunud olulised pikaajalised muutused (Olli *et al.*, 2011, 2014). Autor uuris nelja funktsionaalse tunnuse sesoonset varieeruvust ning pikaajalisi muutusi neljas regioonis (Kattegat, Helsingi, Liivi laht, Stockholmi ümbrus) ja valitud keskkonnategurite mõju nende tunnuste pikaajalistele muutustele.

Neljast uuritud tunnusest muutusid pikaajaliselt enim (positiivselt) lämmastiku fikseerimise ja (negatiivselt) räni kasutamise osakaal, s.t. nende liikide osakaal, kellel vastav tunnus oli olemas. Kuivõrd käesoleva töö üks oluline eeldus oli see, et liigisiselt tunnuste esinemine ajas ei muutu. Sealjuures olid muutused nii sesooni- kui regioonispetsiifilised: räni kasutavate liikide osakaal muutus enim kevadel ning põhjapoolsemates piirkondades (Helsingi ja Stockholmi aegridades), samas kui lämmastikufikseerijate osakaal tõusis nii kevadel kui suvel (samades piirkondades). Mõlemad muutused on ilmselt seotud üldise kliima varieeruvusega ja viimaste aastakümnete soojenemistrendiga Põhja-Atlandi piirkonnas, mille üks olulisemaid signaale on olnud pehmemad talved, ning varasem vee soojenemine kevadel ja kõrgemad veetemperatuurid suvel. Muutused talvetingimustes mõjutavad varasemate tööde põhjal enim just varasuviseid planktonikooslusi, vegetatsiooniperioodi alguses (Dippner *et al.*, 2001, Otto *et al.*, 2014), ja pehmemad talved ning kõrgem veetemperatuur arvatakse seletavat ränivetikate osakaalu langemist ning vaguviburvetikate osakaalu tõusu Läänemere kevadõitsengutes (Wasmund & Uhlig, 2003; Klais *et al.*, 2011).

Ränivetikate ja vaguviburvetikate osakaalude muutust on enamustes töödes põhjendatud suures osas kihistumise, kasvukiiruse ning liikumisvõime puudumise või olemasoluga. Käesolevast tööst selgub, et pilt ei ole nii lihtne. Räni kasutamise tunnuse varieeruvus (langus) langeb hästi kokku sellega, mida varem oli teada ränivetikate muutumise kohta, kuid liikumisvõimeliste liikide osakaal ei ole teinud läbi sama tugevat tõusu, kui võiks arvata vaguviburlaste rühma arvukuse suurenemisest. Liikumisvõime üksi ei erista ränivetikaid ja vaguviburvetikaid teineteisest, sest nii liikumisvõimelisi kui- võimetuid liike on teisigi ning nende pikaajalised muutused ei lange ilmselt kokku ränivetikate langustrendiga ja vaguviburvetikate tõusutrendiga. See osa tulemustest ilmestab hästi

fülogeneetiliselt konserveerunud ja mittekonserveerunud tunnuste informatiivsust taolistes analüüsides. Kui konserveerunud tunnuse, nagu räni kasutamine ränivetikate puhul, informatiivne väärtus ei ole oluliselt erinev ränivetikate kui taksonoomilise rühma muutlikkusest ajas, siis liikumisvõime on fülogeneetiliselt vähem konserveerunud ja muutusi selles ei pruugi nii selgelt märgata vaid suurte taksonoomiliste rühmade biomasside muutusi analüüsides.

Ruumiliselt olid nii sesoonsed kui pikaajaliselt kõige muutlikumad Helsingi ja Stockholmi piirkond, Liivi lahes esines tunnustes peamiselt ainult sesoonne signaal. Kattegatti eristab Läänemere siseosast lämmastiku fikseerijate puudumine, nõrgem sesoonsus kõikides tunnustes ning oluliste pikaajaliste muutuste puudumine. Ühelt poolt peegeldab see ilmselt seda, et viimaste aastakümnete soojenemistrend, ning sellega seotud muutused, on enim võimendatud kõrgemate laiuskraadide ökosüsteemides. Teiselt poolt, kuivõrd Kattegat asub geograafiliselt Läänemere ja Põhjamere kokkupuutealal ning sealne keskkond ja fütoplanktoni kooslus väga varieeruv ja ette-ennustamatu (Carstensen *et al.*, 2006), siis veemasside horisontaalsest liikumisest tingitud varieeruvus liigilises koosseisus kaotab ilmselt ära sesoonse mustri, ja võimalik, et varjutab ka pikaajalisi muutusi sel määral, et see käesolevas analüüsis signaalina välja ei tulnud.

Uuriti ka Läänemere indeksi mõju liikuvusele kevadel ja temperatuuri mõju lämmastiku fikseerijatele suvel. Nende konkreetsete muutujate paaride vahel seose otsimise motivatsiooniks oli varasemalt kirjeldatud seosed keskkonna ja fütoplanktoni rühmade vahel. Talvine Läänemere indeks on seotud talviste ilmastikutingimustega, mis planktonorganismide jaoks kajastab kõige märgatavalt kevadel veesamba kihistumise tugevuses, selle kaudu kevadõitsengu algusajas ning liigilises koosseisus. Läänemere indeksit mõõdetakse skaalal, mis varieerub -1,5 ja +1,5 vahel, kusjuures olulisem kui väärtus ise, on just märk (negatiivne või positiivne). Positiivse Läänemere indeksi väärtuse korral on talved pehmemad, on ka oodata kevadel varasemat veesamba kihistumist, mis omakorda arvatakse andvat konkurentsieelise liikuvatele organismidele (Wasmund & Uhling, 2003). Positiivset seost lämmastiku fikseerijate ja veitemperatuuri vahel on näidatud nii palju kordi, et see kuulub juba õpikuteadmiste hulka. Leiti mõlema tunnustepaari vahel ootuspärase positiivse, ehkki väga nõrga, seose.

## Kokkuvõte

### Pikaajalised muutused Läänemere fütoplanktoni funktsionaalses koosseisus

Fütoplanktoni koosseisul on oluline mõju vee ökosüsteemi funktsioneerimisele ning mitmete elementide biogeokeemilistele ringetele. Viimastel aastakümnetel on korduvalt näidatud olulisi muutusi Läänemere fütoplanktoni biomassis ja liigilises koosseisus. Käesolevas magistritöös keskenduti liikide asemel funktsionaalsetele tunnustele: räni kasutamine rakuseinades, lämmastiku fikseerimine, liikumisvõime, miksotroofia. Selle töö eesmärk oli teha kindlaks, kas koos liigilise koosseisuga on oluliselt muutunud ka funktsionaalsete tunnuste osakaalud (biomassi mõttes). Tunnuste sesoonset varieeruvust ja pikaajalisi muutusi kirjeldas autor neljas regioonis (Kattegat, Liivi laht, Stockholm, Helsingi), uuris ka talviste ilmastikutingimuste ning suviste veetemperatuuride mõju osade tunnuste pikaajalistele muutustele.

Kõige silmapaistvamad muutused esinesid lämmastiku fikseerijate osakaalus kõigis regioonides (v.a Kattegat), mis on nii kevadel kui suvel tõusnud, samas kui räni kasutajate hulk on langenud (eriti Helsingi ning Stockholmi piirkonnas). Räni kasutajate langus on peamiselt seotud ränivetikate osakaaluga ning tõenäoliselt tuleneb ränivetikate teistest funktsionaalsetest tunnustest, nagu vajadus kõrge toitainetesisalduse ja tugevalt segunenud veesamba järele. Ühe olulise tulemusena näitas käesolev töö, et funktsionaalsete tunnuste informatiivsus pikaajaliste muutuste analüüsimisel, võrreldes suuremate taksonoomiliste rühmade uurimisega, sõltub sellest, kui fülogeneetiliselt piiratud (konserveerunud) tunnus on. Autor leidis ka nõrga positiivse seose talviste ilmastikutingimuste ja liikumisvõimeliste liikide vahel kevadel ning suviste veetemperatuuride ja lämmastikufikseerijate osakaalu vahel.

## Summary

### Long-term changes in Baltic Sea phytoplankton functional composition

Phytoplankton composition has an important impact on ecosystem functioning and biogeochemical cycles. Over the last decades, numerous studies have shown changes in Baltic Sea phytoplankton biomass and species composition. In this study, the author focused on the changes in species functional traits: silica use, nitrogen fixation, motility and mixotrophy. The aim of this study was to determine, whether the changes in species composition were accompanied by changes in functional traits proportions (of biomass). Long-term changes in traits variability were analysed in four spatial regions (Kattegat, Gulf of Riga, Stockholm, Helsinki). It was also tested, whether the winter weather conditions and water temperatures in summer affected functional composition of phytoplankton in spring and summer, respectively.

Most significant changes were detected in the proportion of nitrogen fixation in all regions (except Kattegat), with positive trends both in the spring and summer. At the same time, the proportion of silica use has declined (especially in Helsinki and Stockholm). Variability in the share of silica users is mostly driven by changes in diatom biomass, and probably connected to other functional traits characteristic to diatoms, like need for high levels of nutrients and well-mixed water column. One interesting aspect that this study revealed was the level of information that different functional traits hold, in contrast to what can be inferred from the temporal changes of large taxonomic groups alone. Traits that are phylogenetically less conserved provide more insights into changes in communities than traits that are strongly conserved, e.g. the silica use as a trait mostly reflects changes in diatoms and does not add new knowledge. The author found a weak positive correlation in winter weather conditions and species motility in spring, and summer water temperatures with nitrogen fixation proportion.

## **Tänuavaldused**

Soovin südamest tänada oma juhendajat, Riina Klaisi oskusliku juhendamise, toetuse, heade nõuannete, aja, pühendumuse ja konstruktiivse kriitika eest. Lisaks ka kõiki, kes sellel teekonnal toeks olid.

## **Kasutatud kirjandus**

- Barton, A. D., Pershing, A. J., Litchman, E., Record, N. R., Edwards, K. F., Finkel, Z. V., Kiorboe, T., Ward, B. A. 2013. The biogeography of marine plankton traits. – *Ecology Letters* 16: 522-534.
- Berman-Frank, I., Quigg, A., Finkel, Z. V., Irwin, A. J., Haramaty, L. 2007. Nitrogen-fixation strategies and Fe requirements in cyanobacteria. – *Limnology and Oceanography* 52(5): 2260-69.
- Carstensen, J., Conley, D. J., Andersen, J. H., Ærtebjerg, G. 2006. Coastal eutrophication and reversal: A Danish case study. – *Limnology and Oceanography* 51: 398-408.
- Cloern, J. E., Jassby, A. D. 2010. Patterns and scales of phytoplankton variability in estuarine-coastal ecosystems. – *Estuaries and Coasts* 33: 230-241.
- Dippner, J. W., Hänninen, J., Kuosa, H., Vuorinen, I. 2001. The influence of climate variability on zooplankton abundance in the Northern Baltic Archipelago Sea (SW Finland). – *ICES Journal of Marine Science* 58: 569-578.
- Falkowski, P. G., Barber, R. T., Smetacek, V. 1998. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. – *Science* 281: 200-206.
- Falkowski, P. G., Katz, M. E., Knoll, A. H., Quigg, A., Raven, J. A., Schofield, O., Taylor, F. J. R. 2004. The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. – *Science* 305: 354–60.
- Finkel, Z. V., Vaillancourt, C. J., Irwin, A. J., Reavie, E. D., Smol, J. P. 2009. Environmental control of diatom community size structure varies across aquatic ecosystems. – *Proceedings of the Royal Society* 276: 1627-1634.
- Heiskanen, A. S. 1998. Factors governing sedimentation and pelagic nutrient cycles in northern Baltic Sea. – *Monographs of the Boreal Environment Research* 8, Finnish Environment Institute, Helsinki, 84 pp.
- HELCOM. 1996. Third periodic assessment of the state of the marine environment of

- Baltic Sea, 1989-1993. Background document. – Baltic Sea Environment Proceedings 64B, Helsinki.
- HELCOM. 2002 Fourth periodic assessment of the state of the marine environment of Baltic Sea area, 1994-1998. – Baltic Sea Environment Proceedings 82B, Baltic Marine Environment Protection Commission.
- Henriksen, P. 2009. Long-term changes in phytoplankton in the Kattegat, the Belt Sea, the Sound and the western Baltic Sea. – *Journal of Sea Research* 61: 114-123.
- Hinder, S. L., Hays, G. C., Edwards, M., Roberts, E. C., Walne, A. W., Gravenor, M. B. 2012. Changes in marine dinoflagellate and diatom abundance under climate change. – *Nature Climate Change* 2: 271-275.
- Hutchinson, G. E. 1961. The paradox of plankton. – *The American Naturalist* 95(882): 137–145.
- Kiorboe, T. 1993. Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. – *Advances in Marine Biology* 29: 1-72.
- Klais, R., Tamminen, T., Kremp, A., Spilling, K., Olli, K. 2011. Decadal-scale changes of dinoflagellates and diatoms in the anomalous Baltic Sea spring bloom. – *PLoS ONE* 6(6): e21567.
- Klais, R., Tamminen, T., Kremp, A., Spilling, K., An, B. W., Hajdu, S., Olli, K. 2013. Spring phytoplankton communities shaped by interannual weather variability and dispersal limitation: Mechanisms of climate change effects on key coastal primary producers. – *Limnology and Oceanography* 58(2): 753-762.
- Kremp, A., Tamminen, T., Spilling, K. 2008. Dinoflagellate bloom formation in natural assemblages with diatoms: nutrient competition and growth strategies in Baltic spring phytoplankton. – *Aquatic Microbial Ecology* 50: 181-196.
- Kruk, C., Huszar, V. L. M., Peeters E. T. H. M., Bonilla, S., Costa, L., Lüring, M., Reynolds, C. S., Scheffer, M. 2010. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. – *Freshwater Biology* 55: 614- 627.

- Lee, R. E. 1999. Phycology. – Cambridge University Press, Cambridge, 561 pp.
- Le Quéré, C., Harrison, S. P., Prentice, I. C., Buitenhuis, E. T., Aumont, O., Bopp, L., Claustre, H., Da Cunha, L. C., Geider, R., Giraud, X., Klaas, C., Kohfeld, K. E., Legendre, L., Manizza, M., Platt, T., Rivkin, R. B., Sathyendranath, S., Uitz, J., Watson, A. J., Wolf-Gladrow, D. 2005. Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. – *Global Change Biology* 11: 2016–2040.
- Lehmann A., Krauss, W., Hinrichsen, H.-H. 2002. Effects of remote and local atmospheric forcing on circulation and upwelling in the Baltic Sea. – *Tellus* 54(3): 299-316.
- Leterme, S. C., Edwards, M., Seuront, L., Attrill, M. J., Reid, P. C., John, A. W. G. 2005. Decadal basin-scale changes in diatoms, dinoflagellates, and phytoplankton color across the North Atlantic. – *Limnology and Oceanography* 50(4): 1244-1253.
- Litchman, E., Klausmeier, C. A. 2008. Trait-based community ecology of phytoplankton. – *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 615-39.
- Longhi, M. L., Beisner, B. 2010. Patterns in taxonomic and functional diversity of lake phytoplankton. – *Freshwater Biology* 55: 1349- 1366.
- Masing, V. 1992. Ökoloogialeksikon. – Eesti Entsüklopeediakirjastus, Tallinn, 320 pp.
- Mulder, A., Van de Graaf, A. A., Robertson, L. A., Kuenen, J. G. 1995. Anaerobic ammonium oxidation discovered in denitrifying fluidized bed reactor. – *FEMS Microbiology Ecology* 16: 177-184.
- Ojaveer, E. 2014. Läänemeri. – Teaduste Akadeemia Kirjastus, Tallinn, 387 pp.
- Olli, K., Klais, R., Tamminen, T., Ptacnik, R., Andersen, T. 2011. Long term changes in the Baltic Sea phytoplankton community. – *Boreal Environment Research* 16 :3-14.
- Olli, K., Trikk, O., Klais, R., Ptacnik, R., Andersen, T., Lehtinen, S., Tamminen, T. 2013. Harmonizing large data sets reveals novel patterns in the Baltic Sea phytoplankton community structure. – *Marine Ecology Progress Series* 473: 53-66.



- Olli, K., Ptacnik, R., Andersen, T., Trikk, O., Klais, R., Lehtinen, S., Tamminen, T. 2014. Against the tide: Recent diversity increase enhances resource use in a coastal ecosystem. – *Limnology and Oceanography* 59(1): 267-274.
- Olli, K., Klais, R., Tamminen, T. 2015. Rehabilitating the cyanobacteria - niche partitioning, resource use efficiency and phytoplankton community structure during diazotrophic cyanobacterial blooms. – *Journal of Ecology* 103(5): 1153-1164.
- Otto, S. A., Diekmann, R., Flinkman, J., Kornilovs, G., Möllmann, C. 2014. Habitat heterogeneity determines climate impact on zooplankton community structure and dynamics. – *PLoS ONE* 9(3): e90875.
- Plinski, M., Jozwiak, T. 1999. Temperature and N:P ratio as factors causing blooms of blue-green algae in the Gulf of Gdansk. – *Oceanologia* 41(1): 73-80.
- Rynearson, T. A., Richardson, K., Lampitt, R. S., Sieracki, M. E., Poulton, A. J., Lyngsgaard, M. M., Perry, M. J. 2013. Major contribution of diatom resting spores to vertical flux in the sub-polar North Atlantic. – *Deep-Sea Research I* 82: 60-71.
- Sarthou, G., Timmermans, K. R., Blain, S., Tréguer, P. 2005. Growth physiology and fate of diatoms in the ocean: a review. – *Journal of Sea Research* 53: 25–42.
- Smayda, T. J., Reynolds, C. S. 2001. Community assembly in marine phytoplankton: application of recent models to harmful dinoflagellate blooms. – *Journal of Plankton Research* 23(5): 447- 461.
- Smayda, T. J., Trainer, V. L. 2010. Dinoflagellate blooms in upwelling systems: Seeding, variability, and contrasts with diatom bloom behaviour. – *Progress in Oceanography* 85: 92-107.
- Smetacek, V. 1999. Diatoms and the ocean carbon cycle. – *Protist* 150: 25–32.
- Spilling, K., Lindström, M. 2008. Phytoplankton life cycle transformations lead to species-specific effects on sediment processes in the Baltic Sea. – *Continental Shelf Research* 28: 2488-2495.

- Spilling, K., Kremp, A., Klais, R., Olli, K., Tamminen, T. 2014. Spring bloom community change modifies carbon pathways and C: N: P: Chl a stoichiometry of coastal material fluxes. – *Biogeosciences* 11: 7275 - 7289.
- Stal, L. J. 2009. Is the distribution of nitrogen-fixing cyanobacteria in the oceans related to temperature? – *Environmental Microbiology* 11(7): 1632-1645.
- Suikkanen, S., Pulina, S., Engström-Öst, J., Lehtiniemi, M., Lehtinen, S., Brutemark, A. 2013. Climate change and eutrophication induced shifts in northern summer plankton communities. – *PLoS ONE* 8(6): e66475.
- Troost, T. A., Kooi, B. W., Kooijman, S. 2005a. Ecological specialization of mixotrophic plankton in a mixed water column. – *The American Naturalist* 166(3): E45–61.
- Troost, T. A., Kooi, B. W., Kooijman, S. 2005b. When do mixotrophs specialize? Adaptive dynamics theory applied to a dynamic energy budget model. – *Mathematical Biosciences* 193: 159–182.
- Vehmaa, A., Kremp, A., Tamminen, T., Hogfors, H., Spilling, K., Engström-Öst, J. 2012. Copepod reproductive success in spring-bloom communities with modified diatom and dinoflagellate dominance. – *ICES Journal of Marine Science* 69(3): 351-357.
- Violle, C., Navas, M-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! – *Oikos* 116: 882-892.
- Wasmund, N., Uhling, S. 2003. Phytoplankton trends in the Baltic Sea. – *ICES Journal of Marine Science* 60: 177-186.
- Wasmund, N., Nausch, G., Schneider, B., Nagel, K., Voss, M. 2005. Comparison of nitrogen fixation rates determined with different methods: a study in the Baltic proper. – *Marine Ecology Progress Series* 297: 23-31.
- Weithoff, G. 2003. The concepts of "plant functional types" and "functional diversity" in lake phytoplankton - a new understanding of phytoplankton ecology? – *Freshwater Biology* 48: 1669 - 1675.

Yamada, H., Kayama, M. 1987. Distribution and dissolution of several forms of phosphorus in coastal marine sediments. – *Oceanologica Acta* 10(3): 311-321.

**Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, \_\_\_\_\_ Heli Einberg \_\_\_\_\_,  
(*autori nimi*)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

"Pikaajalised muutused Läänemere fütoplanktoni funktsionaalses koosseisus",

(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja on \_\_\_\_\_ Riina Klais \_\_\_\_\_,  
(*juhendaja nimi*)

- 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
- 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus (19.05.2016)